

# Les mécanismes d'isolement génétique dans le complexe *Anopheles gambiae* Giles (1)

J. COZ

Pharmacien-Chimiste des Armées,  
Entomologiste médical de l'O.R.S.T.O.M.,  
Mission O.R.S.T.O.M. auprès de l'O.C.C.G.E.  
Bobo-Dioulasso (Haute-Volta).

## RÉSUMÉ.

L'auteur discute quelques observations qui font penser à une certaine hybridation naturelle entre *A. melas* et *A. gambiae* *A* d'une part, *A. gambiae* *A* et *A. gambiae* *B* d'autre part. L'hybridation est démontrée dans le second cas. La répartition géographique indique que l'espèce *A* se trouve seule en zone humide. L'auteur place des mélanges des espèces *A* et *B* dans des conditions d'humidité différentes, et il obtient, quand l'humidité relative est élevée, l'isolement de l'espèce *A* ; il n'obtient l'isolement de l'espèce *B* qu'en humidité faible. L'isolement se produit vraisemblablement à partir des hybrides par des mécanismes de croisements en retour. Lors des croisements *A-B*, la sex-ratio est normale.

## SUMMARY.

The author discusses some observations which seem to show a certain degree of natural hybridization between *A. melas* and *A. gambiae* *A* on the one hand, *A. gambiae* *A* and *A. gambiae* *B* on the other hand. The geographical distribution show that species *A* is found alone in wet countries. The author sets mixtures of species *A* and *B* in different conditions of humidity and he gets, when humidity is high, isolation of species *A* ; he only obtains isolation of species *B* when humidity is low. Isolation probably takes place from hybrids through backcross mechanisms. When species *A* and *B* are crossed, sex-ratio is normal.

## 1. INTRODUCTION.

Le complexe *A. gambiae* est constitué, en l'état actuel de nos connaissances, par cinq espèces « jumelles », *A. gambiae* *A*, *A. gambiae* *B*, *A. gambiae* *C*, *A. melas* Theobald et *A. merus* Dönitz. Cette expression « espèces jumelles » a été proposée par CUENOT (1936) pour représenter le « GESHWISTER-ARTEN » de RAMME (1930). Plus récemment, elle a été traduite en anglais (MAYR, 1942), sous les termes de « sibling species ». Les espèces jumelles sont des groupes d'espèces isolés au point de vue reproductif, mais de morphologie identique ou presque. Fondamentalement, les espèces jumelles ne diffèrent pas des espèces vraies ; comme ces dernières, ce sont des populations mendéliennes qui, théoriquement, ne se croisent pas et n'échangent pas de gènes. Le processus de spéciation, qui donne naissance à plusieurs espèces, à partir d'une seule, s'explique tout d'abord par une différenciation en races ; ces races, pour diverses raisons, géographiques, entre autres, vont s'isoler de plus en plus et donner naissance à des populations qui n'auront plus entre elles d'échanges génétiques : ce sont les espèces (DOBZHANSKY et BOESIGER, 1968). A la limite, deux espèces ne peuvent plus se croiser.

Les mécanismes d'isolement spécifique peuvent être précopulatoires et avoir trait essentiellement à un empêchement de rencontre : ce sont les empêchements mécaniques relatifs à la structure des genitalia, les isolements géographiques, saisonniers, éthologiques, etc. ; les mécanismes d'isolement peuvent être postcopulatoires et se traduire par la mort du gamète, du zygote, la production d'une F1 hybride stérile ou de viabilité réduite et, enfin, la naissance d'une F1 partiellement stérile, ce qui se produit dans le complexe *A. gambiae*.

(1) Cet article fait partie d'une Thèse de Doctorat ès Sciences, effectuée sous la direction du P<sup>r</sup> BERGERARD, thèse soutenue à la Faculté des Sciences d'Orsay.

Le complexe *A. gambiae* est constitué par cinq espèces qu'il est très difficile de séparer morphologiquement, particulièrement les espèces dulçaquicoles A et B ; pour ces espèces, il n'y a pas de caractère macroscopique qui permette de les séparer et on doit avoir recours à des techniques plus fines, comme la cytomorphologie.

Pour DOBZHANSKY et SPASSKY (1959), on assiste chez certaines espèces jumelles à la naissance de nouvelles entités spécifiques ; ce sont des « clusters of species in statu nascendi ». Ces auteurs citent le cas du complexe *Drosophila paulistorum*, constitué de cinq espèces jumelles : *D. paulistorum*, *D. willistoni*, *D. equinoctialis*, *D. tropicalis* et *D. insularis*. Leur morphologie externe ne permet pas de séparer ces espèces ; tout au plus note-t-on de légères différences dans les genitalia des mâles. L'examen des chromosomes permet toutefois de les séparer. Pour MAYR (1963), les espèces jumelles ne sont pas des espèces in statu nascendi, elles montrent des différences génétiques comme les autres espèces, tout au plus sont-elles moins accentuées.

Quoi qu'il en soit, que les espèces jumelles soient des populations mendéliennes en voie de spéciation ou qu'elles représentent un cas limite d'isolement spécifique, à l'extrémité d'un large spectre, l'étude des mécanismes, qui les maintiennent séparés, participe à la connaissance de la nature de l'espèce. C'est, en effet, en étudiant les mécanismes qui maintiennent séparées des espèces très proches que nous comprendrons mieux les processus de spéciation.

L'étude que nous avons entreprise avait pour but, après avoir dressé la carte de répartition géographique pour trois espèces du complexe *A. gambiae* présentes en Afrique de l'Ouest et comparé certains aspects de leur biologie (Coz, 1973 a et b), d'étudier les mécanismes d'isolement spécifiques. Nous avons recherché les passages éventuels de gènes d'un « pool » génétique à un autre, puis étudié, en relation avec la distribution géographique, l'influence de certains facteurs climatiques sur l'isolement spécifique.

## 2. HYBRIDATION DANS LA NATURE.

### 2.1. Hybridation : *A. melas* × *A. gambiae*.

La présence d'individus présentant des caractères morphologiques intermédiaires entre deux espèces peut s'expliquer de deux façons, par une hybridation entre les deux espèces qui fait apparaître des phénotypes intermédiaires ou par extériorisation du fait des conditions écologiques de caractères identiques (phénomènes de convergence). Pour DOBZHANSKY (1951), l'existence de populations d'une espèce A présentant certaines caractéristiques d'une espèce B, dans des régions où ces deux

espèces sont sympatriques, peut être occasionnée par une sélection parallèle d'allèles géniques dans un même milieu ou par une introgression.

Dans la région de Sassandra, en Côte d'Ivoire, nous avons trouvé, outre *A. melas* et *A. gambiae* A typiques, des individus présentant des caractères intermédiaires. Rappelons que les caractères distinctifs, entre ces deux espèces, sont la largeur de la plaque dorsale des œufs et le peigne du VIII<sup>e</sup> segment abdominal chez la larve (RIBBANS, 1944 a ; THOMPSON-MUIRHEAD, 1945). La précision de ces caractères n'est pas totale, puisque, à partir de cinq femelles déterminées *A. melas*, à la largeur de leurs œufs, nous avons obtenu 139 larves du type *A. gambiae*, 13 larves du type *A. melas* et 4 larves intermédiaires (COZ et HAMON, 1964). Rappelons que les dents du peigne du VIII<sup>e</sup> segment abdominal d'*A. melas* sont fines, égales ou subégales et qu'elles sont très finement spiculées ; par contre, les dents du peigne d'*A. gambiae* sont épaisses, de taille différente, les plus petites étant fortement spiculées.

Les croisements interspécifiques, entre les espèces A et B, d'une part, et *A. melas*, d'autre part, n'ont pas été mis en évidence dans la nature de façon nette, comme ils l'ont été pour les espèces A et B.

L'étude des caractères du peigne et la présence d'individus intermédiaires pourrait indiquer une certaine tendance à l'hybridation. Cette hybridation serait suivie par des croisements en retour sur les espèces parentales, protégeant l'intégrité des espèces.

Le croisement d'*A. melas* et d'*A. gambiae* a été effectué en laboratoire (2) :

mâles de *A. melas* × femelles de *A. gambiae* B  
mâles de *A. gambiae* B × femelles de *A. melas*

Les larves des hybrides obtenus dans les deux séries de croisement se rapprochaient très nettement du type *A. gambiae*, mais il y avait dans les deux croisements, principalement dans celui des mâles d'*A. melas* par les femelles d'*A. gambiae*, des larves intermédiaires finement spiculées, comme chez *A. melas*. Ces larves ressemblaient aux larves « intermédiaires » trouvées dans la région de Sassandra (Coz et al., 1966).

Des observations analogues avaient déjà été faites : MARCHAL (1959) avait observé de nombreuses formes intermédiaires entre *A. melas* et *A. gambiae*. Il citait en communication personnelle les travaux de Fox (3) :

« I have twice attempted hybridizing in my laboratory and in each experiment I found the F1 of *melas-gambiae* and *gambiae-melas* crosses were fully fertile and that the F1 and F2 eggs were intermediate in type,

(2) Croisements effectués à notre demande par G. DAVIDSON, Londres.

(3) Lettre du 10 mars 1957.

like the ones I sometimes found in nature. During the second experiment I studied also the pectens and found that these, too, were intermediate in type in the F1 and F2. » La fertilité dans les croisements semble indiquer qu'ils n'ont pas été effectués entre *A. melas* et *A. gambiae*, mais vraisemblablement entre deux souches de la même espèce, *A. melas* ou *A. gambiae*. Les œufs sont normalement de type maternel et l'apparition à la F1 de formes intermédiaires indique, à notre avis, que le caractère de détermination n'est pas très précis. A Bobo-Dioulasso (DAVIDSON *et al.*, 1970), nous avons procédé au croisement de mâles d'*A. gambiae* B, originaires de Kano, avec des femelles d'*A. melas* et nous avons obtenu des F1 aux sex-ratio fortement perturbées, puisque constituées presque exclusivement de mâles ; les quelques femelles hybrides obtenues pondaient des œufs de type *A. melas*, ce qui nous a permis ultérieurement de les reconnaître. Les souches utilisées correspondaient, il est vrai, à des types *A. gambiae* et *A. melas* bien définis, provenant de régions très éloignées l'une de l'autre. Dans les zones de sympatrie, sur le cordon littoral ouest-africain, nous pensons que l'on ne trouve pas toujours de caractères de distinction aussi nets.

L'étude de la résistance aux insecticides, et plus particulièrement aux cyclodiènes et au gammexane, nous incite à rejeter l'hypothèse d'une hybridation importante ; alors qu'*A. gambiae* A et *A. gambiae* B sont résistants à la dieldrine et au gammexane, *A. melas* y paraît normalement sensible, du moins en l'état actuel de nos connaissances (Coz *et al.*, 1968).

L'halophilie d'*A. melas* constitue vraisemblablement un facteur important d'isolement spécifique. Les larves de cet anophèle sont capables de supporter des concentrations en sel létales pour *A. gambiae* s.l. Ce caractère de tolérance au sel, à l'origine d'une méthode de détermination (RIBBANS, 1944 b), permet de séparer *A. gambiae* s.l. de *A. melas*. La biologie comparée de ces deux espèces (Coz, 1973 b) semble indiquer qu'*A. melas* est plus agreste qu'*A. gambiae*, et il est vraisemblable que les facteurs qui déterminent la formation d'essaims nuptiaux sont très mal connus, du fait du noctambulisme de ces insectes. En cage, où il n'est pas difficile d'obtenir la plupart des croisements interspécifiques, il semble que la compétition entre mâles d'espèces différentes soit la règle (GOMA, 1963) et que même les hybrides mâles stériles sont aussi actifs vis-à-vis de femelles d'espèces différentes que les mâles appartenant à la même espèce.

C'est en se basant sur cette constatation que nous avons procédé à un essai de lutte biologique par lâcher de mâles stériles (DAVIDSON *et al.*, 1970). Cette expérimentation était originale, dans ce sens qu'elle utilisait des mâles stériles, obtenus par des croisements interspécifiques (mâles de l'espèce B  $\times$  femelles de *A. melas*). Ces mâles ont été lâchés dans un petit village, à proximité de Bobo-Dioulasso, et placés en compétition avec

des mâles de l'espèce A. L'espèce B a été utilisée pour la production d'hybrides stériles de préférence à l'espèce A, car dans le croisement de cette dernière avec *A. melas*, la « sex-ratio » est beaucoup moins perturbée et l'on obtient la production d'un assez fort pourcentage de femelles. Nous aurions peut-être obtenu de meilleurs résultats avec des hybrides *A. gambiae* A  $\times$  *A. melas*. La recherche et la capture des mâles dans les maisons du village et différents pièges pour contrôler leur survie ont montré que 75 % d'entre eux étaient stériles, ce qui représente le rapport de trois mâles stériles pour un mâle de l'espèce A.

L'action des mâles stériles hybrides, trois fois plus nombreux que les mâles normaux, paraît avoir été très peu importante ; seules 6 % des femelles ont donné des pontes sans éclosion, encore que parmi elles on ait retrouvé un certain nombre de femelles hybrides, dont nous pouvions reconnaître les œufs, du type *A. melas*, et que dans les villages témoins on ait observé 1,35 % des pontes sans éclosion.

A partir de ce travail, nous avons estimé que les mâles hybrides (*A. melas*  $\times$  *A. gambiae* B) ne soutenaient pas la concurrence sexuelle avec les mâles de l'espèce A. De nombreux essais en laboratoire (DAVIDSON, 1964 ; DAVIDSON, 1969) avaient montré la compétitivité en cage des mâles stériles hybrides. Cette concurrence sexuelle, peut-être sous la dépendance de conditions artificielles comme le volume des cages, n'apparaît plus quand les expérimentations se font de la nature. Il est évident que dans la nature l'accouplement est conditionné par plusieurs facteurs, et, en premier lieu, par la rencontre. Bien qu'au départ le rapport soit de trois mâles stériles pour un fertile, il est très vraisemblable qu'il est très modifié à la formation de l'essaim. Les femelles qui y pénètrent rencontrent beaucoup plus de mâles de leur propre espèce que d'hybrides.

Les croisements *A. melas*  $\times$  *A. gambiae* B ont produit un certain nombre de femelles, variant de 0 à 25 % du total de la progéniture. Certaines de ces femelles, reconnaissables à la forme de leurs œufs du type *melas*, furent capturées, mais elles n'étaient pas inséminées. Il n'y eut donc pas accouplement de ces femelles avec les mâles de l'espèce A.

## 2.2. Hybridation : *A. gambiae* A $\times$ *A. gambiae* B.

C'est la présence ou l'apparition de mécanismes d'isolement reproductif entre les espèces qui constitue la cause première de spéciation. La rigidité de l'isolement reproductif varie d'un genre à l'autre et d'une espèce à l'autre. Dans le règne végétal, les phénomènes d'introggression ou d'hybridation introgressive sont fréquents. Un excellent exemple est celui, donné par RILEY (1938) (*in* DOBZHANSKY, 1951), des populations d'*Iris fulva* et d'*I. hexagona* var. *giganteocerulea*. Elles sont isolées écologiquement, l'une préférant les sols argileux légè-

ment ombragés, l'autre les marécages subissant plus ou moins les effets de la marée. La destruction des forêts et le drainage des marais ont considérablement modifié les conditions écologiques et ont eu pour conséquence l'apparition d'hybrides. Les hybrides appartenant à la F1 sont partiellement stériles ; pourtant, par des croisements en retour, sur les souches parentales, qui se produisent naturellement, on obtient des populations d'*Iris hexagona* fertiles, porteuses de gènes provenant d'*Iris fulva*.

Les intercroisements et les échanges de gènes entre les espèces du complexe *A. gambiae* sont limités par certains facteurs, entre autres, l'isolement écologique, l'isolement géographique et la stérilité des hybrides mâles. L'isolement écologique a très vraisemblablement constitué le mécanisme d'isolement reproductif qui a séparé les espèces halophiles *A. melas* et *A. merus* des espèces d'eau douce, A, B, C, du complexe *A. gambiae*. C'est l'isolement géographique qui, sans doute, est à l'origine de la séparation des espèces A et B. La première est une espèce de région humide, la seconde est essentiellement de région sèche (Coz, 1973 a). Les espèces A et B sont apparues dans des régions différentes, mais des changements sont intervenus : la forêt, zone d'*A. gambiae* A, du fait de l'homme, feux de brousse traditionnels, abattage des bois d'exploitation, s'est savanisée petit à petit. Dans ces nouveaux biotopes, on trouve sympatriquement les espèces A et B. Il apparaît que les espèces A et B se maintiennent dans les mêmes zones, que leurs modes de vie ne sont pas tellement différents (Coz, 1973 b ; SERVICE, 1970 ; WHITE, 1970) et qu'il existe une certaine hybridation cependant peu fréquente. Les espèces A et B, vivant dans la savane ouest-africaine, sont indifférenciables, du moins sur leur morphologie externe (Coz, 1973 a). Pour les séparer, il faut avoir recours à l'examen des chromosomes polytènes des glandes salivaires des larves (COLUZZI et SABATINI, 1967) ou des cellules nourricières des follicules ovariens (COLUZZI, 1968).

Cette similitude d'aspect extérieur, à laquelle s'ajoute une analogie de comportement, peut s'expliquer par une convergence sélective due au milieu ou par une certaine introgression. Cette dernière hypothèse est difficilement admise dans le règne animal, où les exemples, à notre connaissance, sont peu nombreux.

Dans un village, où l'on trouve conjointement les espèces A et B, Coz et HAMON (1964) ont observé des mâles stériles dans les descendance de femelles sauvages. Ces auteurs ont pensé pouvoir rapporter la stérilité de ces mâles à des phénomènes d'hybridation et estimé à un peu plus de 9 % les croisements interspécifiques. En fait, ces observations, effectuées en juillet-août 1963 à Koumbia (Haute-Volta), n'ont pu être renouvelées, et nous pensons actuellement que le taux d'hybridation doit être bien plus faible. RAMSDALE et LEPORT (1967) trouvaient, en juillet-août 1965, une

femelle donnant une F1 mâle stérile sur 83 examinées. C'est en Afrique de l'Ouest également, en Nigeria, que cette observation a été faite. Pour les auteurs précédents, l'explication la plus satisfaisante de la stérilité des mâles se trouvait dans des accouplements interspécifiques. La relation de cause à effet n'était cependant pas établie. WHITE (1970) apporte la preuve de l'hybridation naturelle en observant des chromosomes polytènes de cellules nourricières ovariennes d'une femelle sauvage et en montrant l'existence, sur la même préparation, des chromosomes sexuels de l'espèce A et de l'espèce B. La photographie présentée par WHITE (*loc. cit.*) est peut-être celle d'un hybride vrai ou d'un croisement en retour, mais ceci est secondaire. Ce qui est important, c'est la démonstration de l'hybridation naturelle et le passage possible de gènes du « pool » génétique d'une espèce animale à celui d'une autre.

### 3. ETUDES EN LABORATOIRE.

#### 3.1. Les croisements en retour.

L'isolement d'espèces jumelles peut n'être que géographique, comme c'est le cas pour certains crapauds américains : *Bufo americanus*, *B. fowleri*, *B. woodhousii* et *B. terrestris* ; il s'agit alors d'espèces allopatriques, dans le sens donné par MAYR (1963). L'isolement peut être sexuel, avec des degrés : le croisement peut être stérile, ne produire que des hybrides stériles ou ne donner de la stérilité que dans un sexe : c'est alors le sexe hétérogamétique qui est stérile, conformément à la règle de HALDANE (1922).

La stérilité, que l'on observe chez les mâles issus du croisement entre l'espèce A et l'espèce B, est vraisemblablement chromosomique (MASON, 1964). Chez les hybrides, le degré d'appariement des chromosomes dépend des souches utilisées comme progéniteurs ; ainsi, dans certains cas, l'examen des chromosomes polytènes montre les hétérosomes A et B complètement séparés ; dans d'autres, ils peuvent présenter plusieurs zones de synapsie. L'asynapsie peut également porter sur les autosomes.

Certains croisements produisent des hybrides aux testicules complètement atrophiés, mais la stérilité peut occasionnellement être moins évidente, et l'on trouve des testicules de taille normale avec des spermatozoïdes anormaux (Coz, 1973 a).

La stérilité qui se produit, lors de croisements interspécifiques, fait partie de ces mécanismes d'isolement de l'espèce décrite par DOBZHANSKY (1951) et MAYR (1963), qui les classe parmi les mécanismes postcopulatoires. Pour les espèces A et B, objets de notre étude, si les mâles sont stériles, les femelles sont fertiles, et il ne nous est pas apparu qu'elles le fussent beaucoup moins

que les femelles normales. Ces femelles hybrides fertiles peuvent être croisées en retour avec des souches parentales. Un tel croisement donne naissance à une progéniture composée de femelles fertiles et de mâles dont quelques-uns sont fertiles, d'autres stériles.

DAVIDSON et JACKSON (1962) croisent : mâles de l'espèce A (Diggi)  $\times$  femelles de l'espèce B (Pare).

Ils effectuent ensuite des croisements en retour des femelles hybrides avec des mâles de l'espèce A (Diggi). Les résultats obtenus donnent 100 % de stérilité pour les mâles de la F1, 52 % pour le premier croisement en

retour (C1), 23 % au C2, 12 % au C3, 6 % au C4. De ces pourcentages, les auteurs précités pensent pouvoir conclure que la stérilité est sous la dépendance d'un seul gène. En fait, les proportions de mâles stériles semblent varier d'une série de croisements en retour à un autre, et nous n'avons, quant à nous, jamais obtenu les valeurs données par DAVIDSON et JACKSON (*loc. cit.*).

Le croisement des femelles de l'espèce B, originaires de Bambey et Thies (Sénégal), avec des mâles de l'espèce A, provenant de Pala (Haute-Volta), nous a donné les résultats présentés au tableau 1.

TABLEAU 1  
Etude de croisements en retour d'Hybrides  
avec des mâles de l'espèce A

Nature du croisement	Femelles de Thiès B mâles de Pala A		Femelles de Bambey B mâles de Pala A	
F <sub>1</sub> .....	10 mâles stériles	14 femelles	52 mâles stériles	57 femelles
C <sub>1</sub> .....	142 mâles 127 disséqués 29 fertiles (22,8 %) 98 stériles (77,2 %)	121 femelles	67 mâles 65 disséqués 25 fertiles (38,5 %) 40 stériles (61,5 %)	68 femelles
C <sub>2</sub> .....	21 mâles 21 disséqués 21 fertiles (100 %)	femelles non comptées	30 mâles 28 disséqués 26 fertiles (92,9 %) 2 stériles (7,1 %)	31 femelles
C <sub>3</sub> .....	7 mâles 7 disséqués 7 fertiles	femelles non comptées	122 mâles 115 disséqués 114 fertiles (99,1 %) 1 stérile (0,9 %)	100 femelles
C <sub>4</sub> .....			46 mâles 46 disséqués 46 fertiles (100 %)	58 femelles

Au deuxième croisement en retour (C2), tous les mâles obtenus dans la série Thies-Pala sont fertiles ; pour Bambey-Pala, les résultats sont sensiblement identiques, puisque, au deuxième croisement en retour, 93 % des mâles sont fertiles. Ces chiffres, assez éloignés de ceux donnés par DAVIDSON et JACKSON (*loc. cit.*), indiquent à notre avis que les souches de ces deux espèces sont plus ou moins séparées génétiquement suivant leur origine géographique.

L'expérimentation, figurée au tableau 2, décrit les croisements en retour effectués, à partir d'une colonie hybride Paka 1, avec l'espèce B. Cette colonie Paka 1 provient de l'élevage, dans une même cage, de mâles et de femelles de l'espèce A, originaires de Pala (Haute-Volta), et de mâles et de femelles de l'espèce B, originaires de Kano (Nigeria). Cette colonie Paka 1 était maintenue à Bobo-Dioulasso, dans une « pièce sèche » de l'insectarium. La température et l'humidité n'y étaient

TABLEAU 2

Etude de croisements en retour de polyhybrides Paka 1 avec l'espèce B (Kano) et l'espèce A (Pala)

Nature du croisement	Femelles de Paka 1 × mâles de Kano (B) (fin août 1969)	Femelles de Paka 1 × mâles de Pala (A) (fin août 1969)
C <sub>1</sub> .....	Mâles-fertiles 32 (58,2 %) stériles 23 (41,8 %) (11 septembre 1969)	Mâles-fertiles 6 (14,3 %) stériles 36 (85,7 %) (11 septembre 1969)
C <sub>2</sub> .....	Mâles-fertiles 14 (35 %) stériles 26 (65 %) (28 septembre 1969)	Mâles-fertiles 8 stériles 7 (28 septembre 1969)
C <sub>3</sub> .....	Mâles-fertiles 61 (95,3 %) stériles 3 (4,7 %) (15 octobre 1969)	Mâles-fertiles 7 stériles 3 (15 octobre 1969)
C <sub>4</sub> .....	Mâles-fertiles 37 (100 %) stériles 0	colonie perdue
C <sub>5</sub> .....	Mâles-fertiles 28 (100 %) stériles 0	

TABLEAU 3

1<sup>re</sup> Etude de l'évolution de la stérilité chez les mâles lors d'un croisement A-B : Paka (Pala × Kano)

Date de dissection des mâles	Paka 1 chambre « sèche »				Paka 2 chambre « humide »			
	Fertiles		Stériles		Fertiles		Stériles	
	N	%	N	%	N	%	N	%
16 juil. 69 ....	6		4		5		3	
1 <sup>er</sup> août .....	9		9		9	45	11	55
11 août .....	8	18,6	35	81,4	6	16,2	31	83,8
21 août .....					7	18,9	30	81,1
3 sept. ....	8		10		7	17,9	32	82,1
23 sept. ....	5		12					
15 oct. ....	31	60,8	20	39,2	9	42,9	12	57,1
13 nov. ....	8		9		8		9	
24 nov. ....	16		1					
28 nov. ....					9	40,9	13	59,1
26 déc. ....	8		11		10	50	10	50
12/13 jan. 70 .	9		7		9	40,9	13	59,1
2 fév. ....	16		2		10		7	
23 fév. ....	6		5		21	80,8	5	19,2
17 mars ....	19	86,4	3	13,6	22	95,7	1	4,3
31 mars ....	17	77,3	5	22,7	16		1	
14 avril ....	16	72,7	6	27,3	20	95,2	1	4,8
13 juillet ....	19	90,5	2	9,5	20	95,2	1	4,8

Avant la division en Paka 1 et 2 la colonie Paka présentait le 24 juin 1969 41,3 % de mâles fertiles et 58,7 % de stériles.

pas modifiées et dépendaient des conditions atmosphériques extérieures.

Les croisements en retour (tabl. 2) indiquent qu'il faut effectuer trois croisements en retour pour obtenir l'élimination de la stérilité (4) et la production d'une progéniture entièrement fertile. La colonie Paka 1, composée à l'origine d'un mélange des espèces A et B, contient certainement, au moment des croisements en retour, une certaine proportion d'hybrides. Ces croisements en retour sont effectués à la fin du mois d'août 1969 (tabl. 2). A la même époque, la colonie Paka 1 (tabl. 3) contient un peu plus de 80 % de mâles stériles. Si seuls intervenaient les mâles et les femelles des espèces pures, on pourrait s'attendre, aux premiers croisements en retour C1 avec les espèces A et B, à trouver des pourcentages complémentaires de stérilité. Ce qui se passe sensiblement pour Torodi (3, 2, 3, 1) en novembre 1968. En fait, les femelles de Paka 1 donnent 42 % de stérilité lors du croisement avec l'espèce B et 86 % avec l'espèce A. On peut donc admettre que les femelles hybrides interviennent lors de ces croisements en retour et que la colonie de Paka 1 est plus proche de l'espèce B que de l'espèce A.

Ces différentes études montrent que les espèces A et B ne sont pas tellement éloignées l'une de l'autre. Avec deux ou trois croisements en retour, il est possible, à partir d'un hybride, de régénérer « l'espèce pure ». Etant donné la complexité génique des insectes, nous estimons pouvoir admettre que dans cette « espèce pure » persistent de nombreux gènes provenant de l'autre espèce.

### 3.2. Hybridation introgressive au laboratoire.

#### 3.2.1. COLONIE ORIGINALE DE DJIBO (HAUTE-VOLTA).

Les essais d'établissement et de maintien de colonies des espèces A et B, à partir d'imagos capturés dans la nature, nous avaient amené à faire quelques remarques, en liaison avec les observations effectuées sur le terrain lors de l'étude chorologique du complexe *A. gambiae* (Coz et HAMON, 1964 ; Coz, 1973 a). Nous avons pu noter que l'espèce A se trouvait seule dans les zones de forêt, à haute humidité relative et à forte pluviométrie. Dans les zones à pluviométrie moyenne et basse, on trouvait sympatricquement les espèces A et B, l'importance de la seconde augmentant au fur et à mesure que l'on se dirigeait vers les régions sèches. Dans certaines localités, nous avons capturé simultanément les espèces A et B. Après détermination, nous avons établi des colonies qui étaient maintenues en insectarium non conditionné et subissaient donc, bien

qu'atténuées, les variations atmosphériques extérieures. D'un mélange des espèces A et B, originaires de Djibo, au nord de la Haute-Volta, récolté en juin 1965, on ne trouvait plus, en décembre 1965, que de l'espèce A. Rappelons que la saison des pluies commence en juillet et finit en septembre (Coz, 1973 a).

#### Observation n° 1

##### — Août 1965 :

mâles A (Pala)	×	femelles inconnues (Djibo)
34 mâles	↓	55 femelles
28 fertiles	—	
6 stériles		

Conclusion : mélange de femelles A et B.

##### — Décembre 1965 :

mâles A (Pala)	×	femelles (Djibo)
18 mâles	↓	27 femelles
18 fertiles	—	
femelles de A	×	mâles (Djibo)
55 mâles	↓	34 femelles
55 fertiles	—	

Conclusion : il ne reste plus dans la colonie « Djibo » que de l'espèce A.

#### Observation n° 2

##### — Novembre 1965 :

femelles A (Pala)	×	mâles inconnus (Niamey)
29 mâles	↓	47 femelles
26 fertiles	—	
3 stériles		

Conclusion : mélange de mâles A et B.

##### — Février 1966 :

mâles A (Pala)	×	femelles (Niamey)
156 mâles	↓	238 femelles
85 stériles	—	
0 fertile (5)		

Conclusion : il ne reste plus que de l'espèce B dans la colonie Niamey.

(4) La stérilité est appréciée par l'absence complète de spermatozoïdes normaux (Coz, 1973 a).

(5) Le total, stériles plus fertiles, correspond au nombre de mâles disséqués et lisibles.

## 3.2.2. COLONIE ORIGINAIRES DE NIAMEY.

L'observation n° 2 porte sur le maintien en insectarium, pendant la saison sèche, d'un mélange des espèces A et B, originaire de Niamey (Niger). Lors de la première étude, en novembre 1965, la présence de l'espèce A était certaine. Au bout de quatre mois de saison sèche et relativement fraîche, l'espèce B avait complètement éliminé l'espèce A.

## 3.2.3. ETUDES PROLONGÉES SUR DES COLONIES MAINTENUES EN INSECTARIUM.

## 3.2.3.1. Etude sur la colonie de Torodi (Haute-Volta).

Nos connaissances sur la répartition géographique et les dernières observations en laboratoire nous ont amené à étudier expérimentalement l'action de l'humidité et de la sécheresse, qui nous semblaient être des facteurs importants de sélection. L'insectarium du laboratoire d'entomologie du Centre Muraz (O.C.C.G.E.) consiste en une bâtisse de plusieurs petites pièces construites bout à bout, à même le sol. Les salles, dans lesquelles étaient élevés les anophèles, n'étaient pas contrôlées thermiquement, et nous maintenions une humidité élevée en versant de l'eau sur le sol. Des mélanges à parties égales des espèces A et B furent placés en cage, d'une part dans une « pièce humide » (avec de l'eau sur le sol), d'autre part dans une « pièce sèche » dont les variations hygrométriques étaient sous la dépendance des conditions atmosphériques extérieures (6).

La première étude a porté sur un mélange d'espèces A et B, originaire de Torodi, localité située à proximité de Dori, au nord de la Haute-Volta.

En octobre 1968, des *A. gambiae* inconnus rapportés de Dori étaient mis à pondre globalement à Bobo-Dioulasso, et la F1 était déterminée par croisement avec l'espèce A (Pala) et l'espèce B (Kano). Les croisements de référence effectués en novembre 1968 avec la F1 donnaient les résultats suivants :

femelle de A (Pala)	×	mâles (Torodi)
41 mâles	↓	54 femelles
11 fertiles	↓	
16 stériles	—	
femelles de B (Kano)	×	mâles (Torodi)
37 mâles	↓	43 femelles
13 fertiles	↓	
21 stériles	—	

(6) Rappelons quelques conditions de l'élevage : les imagos, des différentes colonies, sont maintenus (Coz, 1973 a) dans des cages de 30 × 30. Les femelles sont gorgées sur lapin, deux fois par semaine ; les larves des espèces A-B et des hybrides sont élevées dans les mêmes conditions. Nous avons cherché à maintenir dans chaque cage un minimum de 500 adultes des deux sexes et avons constamment eu pour chaque colonie plusieurs centaines de larves.

Les *A. gambiae* de Torodi étaient maintenus en élevage. L'hybridation était mise en évidence, dans la colonie, par l'étude cytogénétique des larves de la F2. A plusieurs reprises, nous avons pu observer, sur le même jeu de chromosomes, la présence de deux hétérosomes : celui de l'espèce A et celui de l'espèce B. La présence simultanée de deux chromosomes sexuels appartenant à des espèces différentes constitue une preuve formelle d'hybridation interspécifique.

Le mélange, constitué d'hybrides et vraisemblablement d'espèces A et B, était divisé en deux parties : la première, sous le nom de Torodi 1, était placée dans la chambre à humidité relative basse (30-40 %) ; la seconde, Torodi 2, était mise dans la pièce à humidité relative élevée (80-90 %). La séparation de deux colonies a eu lieu en décembre 1968. Cette époque de l'année correspond à la saison sèche qui se poursuit jusqu'au mois de mai.

A la fin du mois de mai 1969, trois mâles de Torodi 2 ont été disséqués et trouvés fertiles. Nous avons procédé alors à des croisements de contrôle avec des souches de référence :

mâles de A (Pala)	×	femelles de Torodi 2 (27 mai 1969)
85 mâles	↓	78 femelles
72 fertiles	—	
0 stérile		
femelles de l'espèce B	×	mâles de Torodi 2 (14 juin 1969)
33 mâles	↓	21 femelles
13 stériles	—	
0 fertile		

La colonie de Torodi 2 ne contenait plus que de l'espèce A, l'espèce B ayant été éliminée.

Parallèlement, le 7 juin, nous avons effectué des croisements de Torodi 1 avec les souches de référence A et B :

mâles de A (Pala)	×	femelles de Torodi 1
66 mâles	↓	56 femelles
55 stériles	↓	
10 fertiles	—	
mâles de l'espèce B (Kano)	×	femelles de Torodi 1
124 mâles	↓	180 femelles
120 stériles	↓	
2 fertiles	—	

Dans la cage de Torodi 1, il est vraisemblable que l'on ne se trouve pas devant une espèce pure, mais un mélange d'hybrides et peut-être d'espèces pures. Au



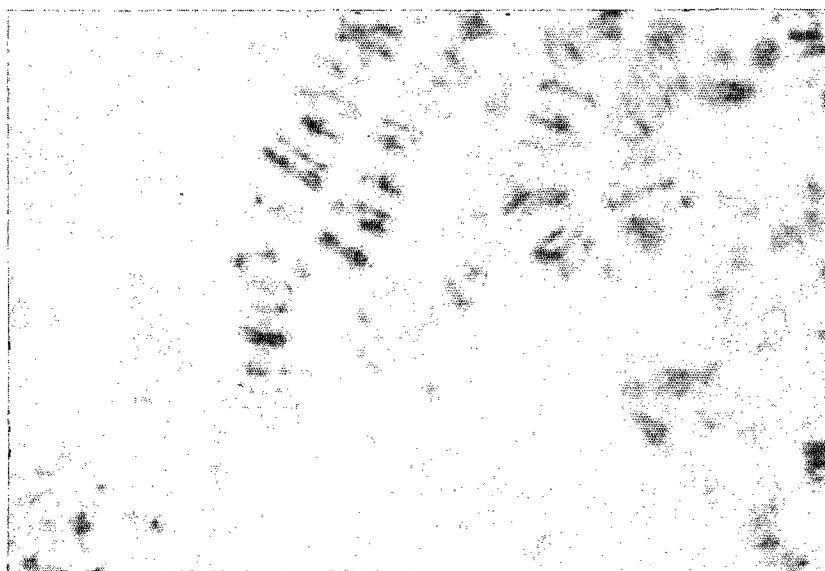
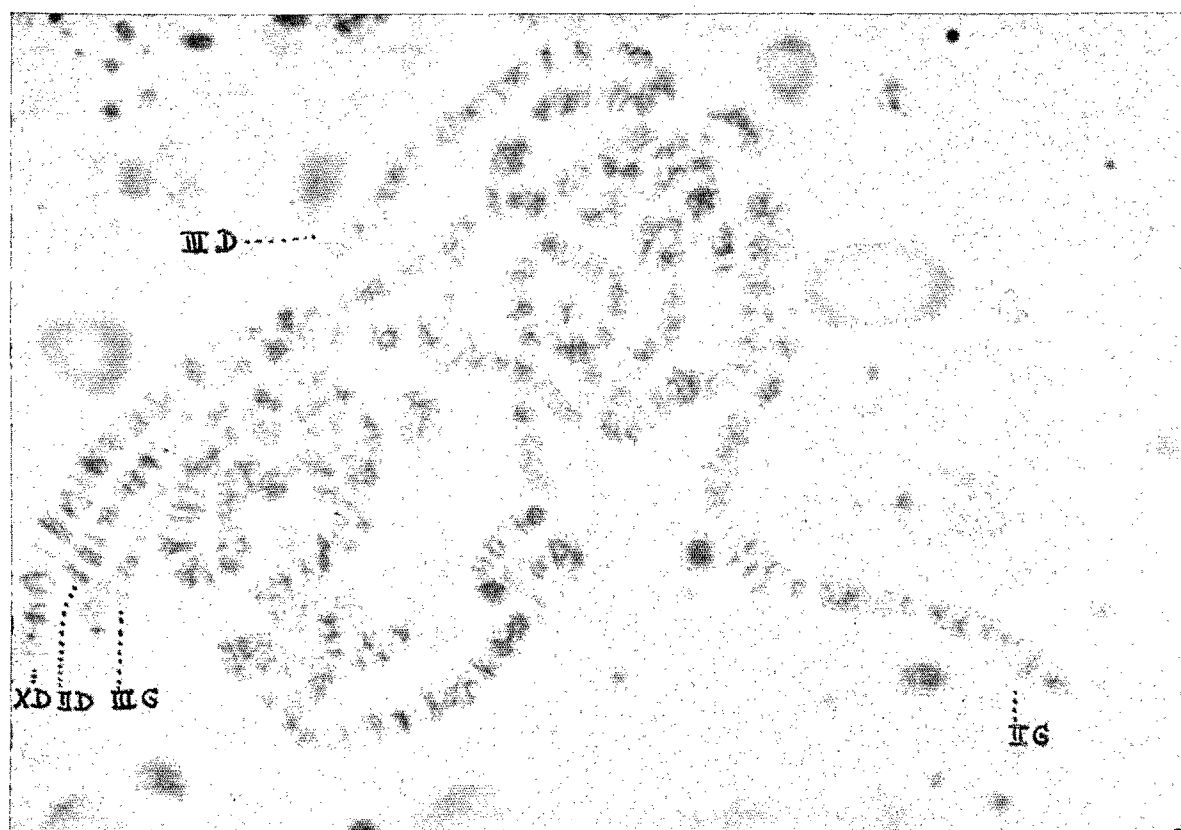


FIG. 1 et 2. — Chromosomes de cellule nourricière des ovaires d'une femelle de *Torodi* 1  
Type A

bout de 7 à 8 mois de captivité, à raison de deux générations en moyenne par mois, il ne doit rester que très peu de génotypes A et B ancestraux.

L'homogénéité de la colonie Torodi 1 était alors évaluée par examen de la fertilité de ses mâles : 35 mâles disséqués paraissaient fertiles, les testicules contenant des spermatozoïdes mûrs.

Deux hypothèses peuvent être présentées : tous les mâles sont effectivement fertiles, et nous avons une population d'anophèles intermédiaires entre les espèces A et B. Certains mâles sont stériles et le nombre de nos dissections n'est pas suffisant.

L'examen cytomorphologique de certains chromosomes polytènes des cellules nourricières ovariennes nous a donné les caractéristiques de l'espèce A (cliché).

Au mois de juillet, un mois plus tard, nous avons procédé à de nouveaux croisements :

femelles de A (Pala)	×	mâles de Torodi 1
59 mâles fertiles	↓	
9 mâles stériles	—	
mâles de A (Pala)	×	femelles de Torodi 1
4 mâles fertiles	↓	
2 mâles stériles	—	

Estimant que la dissection des mâles ne nous permettait pas suffisamment d'apprécier leur stérilité ou leur fertilité, nous avons évalué leur activité sexuelle par un biais : le pourcentage d'éclosion. Pour 2.866 œufs issus du croisement : femelles de A, mâles de Torodi 1, nous avons obtenu, le 3 juillet 1969, 2.569 éclosions (89,64 %) ; un témoin, effectué avec une souche A de référence, la souche Bobo, donnait, pour 541 œufs, 390 éclosions (72,09 %). Le pourcentage d'éclosion chez le témoin étant plus faible, il ne nous est pas possible de tirer des conclusions sur la fertilité des mâles de Torodi 1. Tous ces mâles ne sont peut-être pas fertiles, mais il y a plus de femelles fécondées dans le croisement Pala-Torodi 1 que dans le témoin A (Bobo).

En novembre, à nouveau, la colonie Torodi 1 était croisée, avec les souches Pala (A) et Kano (B) :

mâles de A (Pala)	×	femelles de Torodi 1 (11 novembre 1969)
42 mâles fertiles	↓	
23 mâles stériles	—	
mâles de B (Kano)	×	femelles de Torodi 1
3 mâles fertiles	↓	
70 mâles stériles	—	

Les résultats montrent que, un an après l'établissement de la colonie Torodi 1, il demeure toujours un certain nombre d'hybrides. Si l'on considère les résultats et particulièrement les taux de mâles stériles obtenus lors des croisements de référence, la souche de Torodi 1 paraît plus près de l'espèce A que de l'espèce B.

En décembre 1969, nous avons procédé à de nouveaux croisements de référence :

femelles de A (Pala)	×	mâle de Torodi 1
52 mâles fertiles	↓	
1 mâle stérile	—	
femelles de B (Kano)	×	mâles de Torodi 1
2 mâles fertiles	↓	
30 mâles stériles	—	

On peut considérer que, à partir de ce moment, la colonie de Torodi 1 est devenue une colonie de l'espèce A.

### 3.2.3.2. Etude sur la colonie « Paka » mélange artificiel de laboratoire.

Une seconde étude fut entreprise au début du mois de juin 1969. Dans une même cage furent placées 100 nymphes d'*A. gambiae* B (Kano) et 100 nymphes d'*A. gambiae* A (Pala). Cette colonie, dénommée « Paka », a donné une F1 divisée en deux parties égales.

Une a été placée dans la pièce sèche, Paka 1, l'autre dans la pièce humide, Paka 2.

Les colonies de Djibo, Niamey, Torodi, avaient pour origine des *A. gambiae* A et B capturés dans la nature. Les études sur Paka 1 et 2, au contraire, portent sur des mélanges artificiels obtenus à partir de colonies de laboratoire de l'espèce A et de l'espèce B. Les colonies de Kano et de Pala sont maintenues dans notre insectarium depuis plus d'un an ; on peut donc supposer qu'elles sont bien adaptées aux conditions de captivité. Il est à notre avis important de le souligner, car on peut supposer que le fait de placer des moustiques sauvages ou directement issus de sauvages dans des conditions artificielles, comme celle d'un insectarium, risque de modifier plus ou moins leurs capacités d'adaptation et de les rendre plus ou moins compétitifs. C'est un fait reconnu que l'on rencontre des difficultés variables à établir ou à sélectionner des colonies, sans qu'on puisse en déterminer exactement la raison. On pourrait nous objecter que les espèces A et B, ou du moins les souches utilisées, ne possèdent pas, à un même niveau, la possibilité de s'adapter à nos conditions de captivité.

Les variations d'humidité relative ont été enregistrées d'octobre 1969 à mai 1970 et de juillet 1970 à

mai 1971. Les hydrographes enregistreurs ont été étalonnés périodiquement au moyen d'un psychromètre à moteur. La température a été enregistrée par thermographe.

De juillet à octobre 1969, l'humidité relative a été sensiblement la même dans la pièce « humide » et dans la pièce « sèche » : 80-90 % d'humidité relative. Cette époque correspondait d'ailleurs à la saison des pluies. Au mois de novembre de la même année, l'humidité relative descendait à 30-40 % dans la pièce sèche et s'y maintenait jusqu'en mai 1970 où elle remontait à 60 %. Au mois de juin, les humidités relatives étaient sensiblement les mêmes dans les deux pièces, 80-90 %. Pendant toute cette période, l'humidité relative se maintenait à 80-90 % dans la chambre humide. Les températures enregistrées variaient de 23 à 28°C, mais au même moment nous n'observions pas de différence supérieure à 1°C entre la chambre sèche et la chambre humide. Les deux pièces sont, rappelons-le, dans le même bâtiment, au rez-de-chaussée, très proches l'une de l'autre, et, de plus, orientées de la même façon.

Lors du mélange initial, nous avons en présence des mâles et femelles de l'espèce A (AA), des mâles et femelles de l'espèce B (BB). La première génération, F1, est composée de mâles et femelles AA, mâles et femelles BB, femelles AB et mâles AB qui sont stériles. Les femelles hybrides de la F2 peuvent s'accoupler à des mâles de l'espèce A ou de l'espèce B et donner naissance, comme dans les croisements en retour (cf. 3-1), à des femelles fertiles et à des mâles dont une certaine proportion l'est également. Dans chacune des cages de maintien, nous avons périodiquement disséqué un certain nombre de mâles, pour étudier leur fertilité. Il nous paraît, en effet, que cet examen permet de suivre l'élimination éventuelle d'une des deux espèces. La fertilité de tous les mâles traduit l'absence de croisement interspécifique. Les résultats (tabl. 3) montrent que la stérilité, voisine de 50 % à la F2, va en augmentant pour attein-

dre 80 % aux mois d'août et septembre. Il faut noter, cependant, que le pourcentage d'éclosion est plus élevé à la même époque que ne laisse escompter le pourcentage de mâles stériles (tabl. 4). Ceci semble indiquer un manque de compétitivité de mâles stériles. A partir de février 1970, les pourcentages de mâles fertiles augmentent et il n'y a pratiquement plus de stérilité au mois de juillet de la même année.

Il convient de rappeler, pour expliquer l'utilisation du pourcentage d'éclosion, que les femelles d'anophèles ne s'accouplent qu'une fois. Si l'accouplement se produit avec un mâle stérile, les œufs pondus pendant toute la vie de la femelle ne sont pas fécondés.

Nous avons alors procédé à des croisements de Paka 1 et Paka 2 avec les souches ancestrales :

La colonie Paka 1, maintenue en chambre sèche, donnait une F1 fertile lors de croisements avec l'espèce B (Kano) ; avec l'espèce A (Pala), par contre, les mâles de la F1 étaient stériles (tabl. 5).

La colonie Paka 2, gardée en chambre humide, donnait un croisement fertile avec l'espèce A (Pala) ; les mâles de la F1 étaient stériles dans le croisement avec l'espèce B.

Dans un cas, celui de la chambre humide, il y a eu élimination de l'espèce B ; dans la chambre sèche, c'est l'espèce A qui a disparu.

### 3.2.3.3. Etude sur la colonie « Kapa ».

De novembre 1970 à avril 1971, nous avons procédé à une nouvelle étude sur le mélange Pala-Kano. Les colonies ont été appelées Kapa 1 en chambre sèche et Kapa 2 et chambre humide.

Au début de cette expérimentation, les conditions climatiques étaient les mêmes que l'année précédente : 80 à 90 % d'humidité relative dans la chambre humide, 30 à 40 % dans la chambre sèche. Mais, le 9 février 1971, nous assistions à une remontée du front inter-

TABLEAU 4

Etude du pourcentage d'éclosion des œufs de Paka 1 et de Paka 2

Souche	Date	Nombre d'œufs	Nombre d'éclosions	% d'éclosions
Paka 1 .....	11 août 1969	188	80	42,55
	21 août 1969	175	113	64,57
Paka 2 .....	11 août 1969	212	93	43,87
	25 août 1969	175	27	15,43
Témoin Pala .....	11 août 1969	203	203	100

TABLEAU 5

Croisements effectués en juillet 1970 entre des colonies hybrides A-B maintenus depuis 1 an :

- dans une pièce sèche ; Paka 1 ;
- dans une pièce humide : Paka 2 ;
- et les colonies parentales A et B.

Paka 1 : chambre sèche				Paka 2 : chambre humide			
Mâles Paka 1	×	femelles A		Mâles Paka 2	×	femelles A	
32 mâles	↓	32 femelles		22 mâles	↓	18 femelles	
— stériles : 31				— stérile : 1			
— fertile : 1 ±				— fertiles : 21			
Femelles Paka 1	×	mâles A		Femelles Paka 2	×	mâles A	
42 mâles	↓	65 femelles		11 mâles	↓	19 femelles	
— stériles : 40				— stérile : 0			
— fertile : 0				— fertiles : 11			
— non disséqués 2							
Mâles Paka 1	×	femelles B		Mâles Paka 2	×	femelles B	
42 mâles	↓	47 femelles		4 mâles	↓	50 femelles	
— stérile : 0				— stériles : 4			
— fertiles : 42				— fertile : 0			
Femelles Paka 1	×	mâles B		Femelles Paka 2	×	mâles B	
30 mâles	↓	46 femelles		33 mâles	↓	55 femelles	
— stérile : 1				— stériles : 33			
— fertiles : 29				— fertile : 0			
Conclusion : Espèce B				Conclusion : Espèce A			

TABLEAU 6

II° Etude de l'évolution de la stérilité chez les mâles lors d'un croisement A-B : Kapa (2 novembre 1970)

Date de dissection des mâles	Kapa 1 : chambre « sèche »				Kapa 2 : chambre « humide »			
	Fertiles		Stériles		Fertiles		Stériles	
	N	%	N	%	N	%	N	%
17 déc. 1970 .....	14	35,9	25	64,1	17	39,5	26	60,5
6 janv. 1971 .....					6	24	19	76
26 janv. ....					1		9	
2 fév. ....	11	36,7	19	63,3	18	45	22	55
8 mars .....	7		2		18	83,3	6	16,7
25 mars .....	24	36,4	32	63,7	23	69,7	10	30,3
5 avril .....					55	80,9	13	19,1
	4	26,3	15	73,7	23	92	2	8

tropical, vraisemblablement due à la mousson, se traduisant par des pluies anormalement importantes et surtout par une élévation à 70 % de l'humidité relative de la chambre sèche. L'humidité décrochait la semaine suivante, mais à nouveau, le 7 mars, remontait à 70 % et s'y maintenait jusqu'en fin mai, c'est-à-dire jusqu'à la saison des pluies. La saison sèche, 1970-1971, a été anormalement humide dans la région de Bobo-Dioulasso.

Les résultats (tabl. 6 et 7) montrent que la fertilité augmente plus vite dans la pièce humide que dans la pièce sèche. Parallèlement, le pourcentage d'éclosion croît plus rapidement dans la pièce humide. Dès le mois d'avril 1971, il n'y avait plus dans la colonie Kapa 2 que de l'espèce A (tabl. 8). A cette époque, la colonie Kapa 1 donnait encore une certaine proportion de mâles stériles dans les croisements avec l'espèce A. Au mois de septembre 1971, la colonie Kapa 1 ne contenait également plus que de l'espèce A.

### Discussion.

Des expériences qui précèdent, il nous semble pouvoir dégager que l'humidité relative est un facteur important. Elle influe sur les mécanismes d'isolement spécifiques lorsqu'on a en présence un mélange des espèces A et B du complexe *A. gambiae*, en état d'hybridation introgressive. Si dans certaines expériences nous n'avons pas pu isoler l'espèce B en chambre dite « sèche », nous avons toujours, par contre, pu sélectionner l'espèce A en chambre humide. Pour Torodi 1 et Kapa 1, nous avons eu production de l'espèce A. Toutefois, il faut noter, pour Torodi 1, que les mécanismes d'isolement de l'espèce A ont mis beaucoup plus de temps à jouer dans la chambre sèche que dans la chambre humide. Les colonies ont été séparées en novembre 1968. En juin 1969, la colonie de chambre humide ne contenait plus que de l'espèce A ; il nous a fallu attendre novembre 1969, c'est-à-dire passer une seconde saison des pluies,

pour observer l'espèce A seule dans la pièce sèche. Les variations climatiques observées, tout particulièrement la hausse anormale de l'humidité relative, au mois de février 1971, dans la région de Bobo-Dioulasso, se répercutant dans les pièces de l'insectarium, ont certainement influencé l'évolution de Kapa 1. On peut admettre que les effets de la saison sèche ne se sont fait sentir dans l'insectarium que du mois de novembre 1970 au mois de février 1971, alors que, normalement, l'humidité ne reparait qu'au mois de mai.

Nous pensons qu'une humidité relative élevée est susceptible de provoquer l'isolement de l'espèce A à partir d'hybrides AB ou de polyhybrides par accouplement préférentiel avec des mâles de l'espèce A. Dans la nature, l'hybridation est peu fréquente (Coz, 1964 ; RAMSDALE et LEPORT, 1967 ; WHITE, 1970), mais si elle se produit, les conditions climatiques jouent un rôle dans la préservation de l'intégrité des espèces. Les femelles hybrides s'accoupleront dans une direction déterminée par les facteurs climatiques et notamment l'humidité relative. Après deux ou trois croisements en retour, les aberrations chromosomiques provoquant la stérilité sont éliminées et l'on n'obtient plus que des mâles fertiles appartenant à l'une ou l'autre des espèces.

Dans la nature, les conditions de l'accouplement sont malheureusement peu connues. Insecte nocturne, l'anophèle adulte ne paraît mener une vie active que la nuit. Les *A. gambiae* éclosent après la tombée de la nuit ; c'est encore la nuit que les femelles sont fécondées et qu'interviennent les repas de sang dont dépend la maturation des ovaires. Il est probable que les essaims de fécondation ne se forment que dans des situations écologiques particulières. Si par erreur se produisent des croisements interspécifiques, ils sont rapidement corrigés.

En captivité, le problème est différent du fait de la taille des cages ; les croisements interspécifiques sont fréquents, suivis de multiples croisements en retour. Toutefois, on peut admettre que, dans nos conditions de travail, ces derniers ne se produisent pas au hasard,

TABLEAU 7

Etude de l'évolution du pourcentage d'éclosion des œufs des colonies Kapa 1 et Kapa 2

Date de mise en éclosion des œufs	Kapa 1 : chambre « sèche »			Kapa 2 : chambre « humide »		
	Eclosions	Total	%	Eclosions	Total	%
21 déc. 1970 .....	11	54	20,4	34	136	25
27 janv. 1971 .....	68	786	8,7			
8 fév. 1971 .....	61	182	33,5	169	174	97,1
18 fév. 1971 .....	64	107	59,8	71	155	45,8
15 mars 1971 .....	107	181	59,2	122	142	85,9
20 avril 1971 .....	81	132	61,4	105	117	89,7

TABLEAU 8

Résultats des croisements effectués entre les colonies hybrides maintenues :

— dans une pièce « sèche » : Kapa 1 ;  
— dans une pièce « humide » : Kapa 2 ;  
avec les colonies ancestrales A et B.

Kapa 1. — chambre « sèche »					
avril 1971					
Mâles Kapa 1 mâles : 3 stériles : 3 ±	×	femelles A femelles : 19	Femelles Kapa 1 mâles : 15 fertiles : 8 stériles : 6	×	mâles A femelles : 35
	↓			↓	
Mâles Kapa 1 mâles : 7 stériles : 7	×	femelles B femelles : 6	Femelles Kapa 1 mâles : 35 stériles : 35	×	mâles B femelles : 45
	↓			↓	
septembre 1971					
Mâles Kapa 1 mâles : 24 stériles : 24	×	femelles B femelles : 20	Femelles Kapa 1 mâle : 1 stérile : 1	×	mâles B femelles : 3
	↓			↓	
Kapa 2. — chambre « humide »					
avril 1971					
Mâles Kapa 2 mâles : 10 fertiles : 10	×	femelles A femelles : 9	Femelles Kapa 2 mâles : 46 fertiles : 46	×	mâles A femelles : 30
	↓			↓	

mais sont sous la dépendance de l'humidité. Suivant son importance, elle favorise l'activité de l'une ou de l'autre espèce.

Parmi les hypothèses qui peuvent être proposées, nous retenons une plus grande activité des mâles et une différence de survie entre les deux espèces.

Dans une humidité relative élevée, une plus grande activité des mâles appartenant à une espèce donnée, par exemple l'espèce A, ou des insectes issus de croisements en retour avec l'espèce A, entraîne la disparition de l'espèce B.

De même, les conditions de l'expérimentation peuvent favoriser une espèce au détriment de l'autre. Certains auteurs trouvent que l'espèce B survit moins bien que l'espèce A, lorsque l'humidité relative est élevée. Ceci est net pour une série d'expérimentations (BRENQUES et COZ, 1973) où les différences observées sont significatives, mais l'est moins dans une autre étude (Coz et PICQ, 1972).

Ces deux hypothèses se rejoignent quant à leurs conséquences : avec une meilleure survie ou une plus grande activité sexuelle, les mâles d'une espèce déterminée sont plus compétitifs que ceux de l'autre espèce.

Quand l'humidité relative est élevée, c'est l'espèce A qui l'emporte. Par contre, c'est l'espèce B qui domine quand le déficit de saturation s'accroît. Notons cependant que ces deux espèces se conservent normalement en cage lorsqu'elles sont placées seules en atmosphère sèche ou en atmosphère humide, ce qui prouve bien qu'il s'agit d'un phénomène de compétition.

#### 4. LA SEX-RATIO DANS LES CROISEMENTS A-B.

Lors des croisements interspécifiques, on observe quelquefois des perturbations de la sex-ratio des hybrides. C'est ce qui se passe lors du croisement des mâles de l'espèce B avec des femelles d'*A. merus* ou des femelles d'*A. melas* (DAVIDSON, 1964). Par contre, pour des croisements interspécifiques A-B, la sex-ratio est pratiquement normale (DAVIDSON, *loc. cit.*).

Le croisement de mâles de l'espèce A par des femelles de l'espèce B donne 55 % de mâles (383). Le croisement de mâles de l'espèce B par des femelles de l'espèce A produit 49 % de mâles (1.445).

Les résultats obtenus à Bobo-Dioulasso sont sensiblement les mêmes que ceux de DAVIDSON (*loc. cit.*) : la sex-ratio n'est pas notablement perturbée (tabl. 9). Nous notons un certain abaissement du pourcentage des mâles issus du croisement : mâles de l'espèce A par femelles de l'espèce B. Cela va en sens inverse des résultats donnés par DAVIDSON, mais nous ne pensons pas devoir en tenir compte. Nous admettons, en conclusion, que la sex-ratio n'est pas notablement perturbée dans les croisements A-B et la considérons comme normale.

TABLEAU 9

Résultats des croisements effectués entre différentes souches des espèces A et B du complexe *A. gambiae*

Mâles	Femelles	Nombre de mariages	Total des adultes	Mâles %
A	A	139	10 513	48,77
B	B	2	244	53,28
A	B	5	683	41,14
B	A	10	833	50,90

## 5. CONCLUSION.

L'analyse de la répartition géographique des espèces ouest-africaines du complexe *A. gambiae* nous a amené à constater que, dans les zones de forêt, à forte pluviosité et haute humidité relative, on ne rencontrait que l'espèce A. L'espèce B, par contre, n'a été trouvée que dans les régions plus sèches. Il est connu depuis longtemps qu'*A. melas* se limite à la zone littorale, ses larves étant adaptées à des eaux à haute teneur en sel marin.

Outre ces études, certaines observations, relatives au maintien en insectarium de colonies composées d'un mélange des espèces A et B, font penser que l'humidité joue un certain rôle de sélection.

Nous avons tenté de le démontrer, au cours de plusieurs séries d'expériences, en maintenant des colonies mixtes dans des conditions différentes d'humidité relative. Après une phase d'hybridation introgressive, plus ou moins longue, on obtient, en cage, l'isolement d'une seule espèce. Si l'humidité est élevée, l'espèce B est éliminée ; elle n'est sélectionnée que pour des basses hygrométries.

Il a été démontré que, dans la nature, il pouvait y avoir une certaine hybridation entre les espèces A et B. Elle se produit dans des conditions encore mal définies, à notre avis, en relation avec la climatologie. C'est vraisemblablement, au point de convergence de deux phénomènes saisonniers, saison sèche et saison des pluies, quand l'humidité relative est moyenne, que se

produisent les accouplements interspécifiques. Encore faut-il ajouter que les conditions éoclimatiques sont vraisemblablement plus importantes que les conditions climatiques générales. Les recherches devront, à l'avenir, être orientées sur le comportement sexuel des *A. gambiae*, et notamment sur les heures et lieux d'accouplement.

Les croisements entre les espèces A et B peuvent être, à notre avis, considérés comme des erreurs de la nature. Elles sont rapidement corrigées par une série de croisements en retour unidirectionnels, sous la dépendance de facteurs externes. Ces croisements en retour permettent l'élimination du chromosome sexuel hétérologue et la réapparition d'une espèce entièrement fertile.

Si, dans certains cas, on peut expliquer la similitude morphologique d'espèces différentes par une sélection parallèle d'allèles géniques, dans un même contexte écologique, on peut également proposer l'introggression comme facteur de ressemblance. A notre avis, il faut rattacher à cette dernière hypothèse les ressemblances que nous avons observées entre les espèces A et B. Elles nous ont fait rejeter (Coz, 1973 a) certains caractères de distinction proposés par d'autres auteurs. Dans les zones étudiées, il nous est apparu impossible de séparer morphologiquement les espèces A et B. Il se produit sans doute un échange de gènes faible mais suffisant pour empêcher la séparation des courbes représentatives des distributions de caractères.

Les rapports entre l'espèce A et *A. melas* dans les zones communes sont plus difficiles à saisir. Nous suspectons une certaine hybridation, mais elle n'est pas démontrée. Une certaine analogie de caractères morphologiques nous incite à y penser ; l'introggression, si elle se produit, doit être restreinte et n'intéresser qu'une infime partie des populations.

Il serait intéressant de reprendre ces études au Sénégal, où, du fait de l'écrasement des zones climatiques le long de l'Océan Atlantique, on observe, sur quelques kilomètres, la présence des trois espèces ouest-africaines du complexe *A. gambiae*.

Manuscrit reçu au S.C.D. le 31 mai 1972.

## BIBLIOGRAPHIE

- BRENGUES (J.) et COZ (J.), 1972. — Réceptivité comparée à la filariose de Bancroft de trois espèces du complexe *Anopheles gambiae* Giles (1902) présentes en Afrique de l'Ouest. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.* (à paraître).
- COLUZZI (M.), 1968. — Cromosomi politenici delle cellule nutritive ovariche nel complesso *gambiae* del genere *Anopheles*. *Parassitologia*, **10**, 179-184.

- COLUZZI (M.) et SABATINI (A.), 1967. — Cytogenetic observations on species A and B of the *Anopheles gambiae* complex. *Parassitologia*, **9**, 73-88.
- Coz (J.), 1973 a. — Contribution à l'étude du complexe *A. gambiae*. Répartition géographique et saisonnière en Afrique de l'Ouest. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, **11**, 3-31.
- Coz (J.), 1973 b. — Contribution à la biologie du complexe *A. gambiae* en Afrique occidentale. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Ent. méd. et Parasitol.*, **11**, 33-40.
- Coz (J.), DAVIDSON (G.), CHAUVET (G.) et HAMON (J.), 1968. — La résistance des anophèles aux insecticides en Afrique tropicale et à Madagascar. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, **6**, 207-210.
- Coz (J.) et HAMON (J.) — Le complexe *Anopheles gambiae* en Afrique occidentale. *Riv. Malariol.*, **43**, 233-245.
- Coz (J.), SALES (S.), EYRAUD (M.), BRENGUES (J.) et SUBRA (R.), 1966. — Etudes entomologiques sur la transmission du paludisme humain dans une zone de forêt humide dense, la région de Sassandira, République de Côte d'Ivoire. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd.*, **7**, 13-42.
- Coz (J.) et PICQ (J.-J.), 1972. — Etude en laboratoire de la réceptivité à *Laverania falcipara* d'*A. gambiae* A et *A. gambiae* B. *Bull. Soc. Path. exot.* (à paraître).
- CUENOT (L.), 1936. — *L'Espèce*, G. Doin et C<sup>ie</sup>, Paris, 310 pp.
- DAVIDSON (G.), 1964. — *Anopheles gambiae*, a complex of species. *Bull. Org. mond. Santé*, **31**, 625-634.
- DAVIDSON (J.), 1969. — Genetical control of *Anopheles gambiae*. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. et Parasitol.*, **7**, 151-154.
- DAVIDSON (G.) et JACKSON (C. E.), 1962. — Incipient speciation in *Anopheles gambiae* Giles. *Bull. Org. mond. Santé*, **27**, 303-305.
- DAVIDSON (G.), ODETOYINBO (J. A.), COLUSSA (B.) et Coz (J.), 1970. — A field attempt to assess the mating competitiveness of sterile males produced by crossing 2 member species of the *Anopheles gambiae* complex. *Bull. Org. mond. Santé*, **42**, 55-67.
- DOBZHANSKY (T.), 1951. — Genetics and the origin of species. *Columbia University Press*, 364 pp.
- DOBZHANSKY (T.) et BOESIGER (E.), 1968. — Essais sur l'évolution. *Masson et Cie*, éd., Paris, 117 pp.
- DOBZHANSKY (T.) et SPASSKY (B.), 1959. — *Drosophila paulistorum*, a cluster of species in *statu nascendi*. *Proc. nat. Acad. Sci.*, **45**, 419-428.
- GOMA (L. K. H.), 1963. — The sexual activity of *Anopheles gambiae* Giles. *Biochem. J.*, **89**, 75.
- HALDANE (J. B. S.), 1922. — Sex-ratio and sterility in hybrid animals. *Jour. of Gen.*, **12**, 101-109.
- MARCHAL (E.), 1959. — Variation de la population anophélienne d'une mare à salinité variable de la région de Konakri (Guinée française). *Bull. Inst. Fr. Afr. noire (A)*, **21**, 180-203.
- MASON (G. F.), 1964. — The causes of male sterility in *Anopheles gambiae* A-B group crosses. *Riv. Malariol.*, **43**, 185-190.
- MAYR (E.), 1942. — Systematics and the origin of species. *Columbia University Press*, New York, 334 pp.
- MAYR (E.), 1963. — Animal species and evolution. *Harvard University Press*, 797 pp.
- RAMME (W.), 1930. — Revisionen und Neubeschreibungen in der Gattung *Pholidoptera* Wesm. (Orth., Tettigon.). *Berlin Zool. Mus. Mitt.*, **16**, 798-821.
- RAMSDALE (C. D.) et LEPOT (G. H.), 1967. — Studies on the *Anopheles gambiae* complex in West Africa. *Bull. Org. mond. Santé*, **36**, 494-500.
- RIBBANS (C. R.), 1944 a. — Differences between *Anopheles melas* (*A. gambiae* var. *melas*) and *Anopheles gambiae*. The larval pecten. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **38**, 85-86.
- RIBBANS (C. R.), 1944 b. — Differences between *Anopheles melas* and *Anopheles gambiae*. Salinity relations of larvae and maxillary palp banding of adult females. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **38**, 88-98.
- SERVICE (M. W.), 1970. — Identification of the *Anopheles gambiae* in Nigeria by larval and adult chromosomes. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **64**, 131-136.
- THOMPSON-MUIRHEAD, 1945. — Studies on the breeding places and control of *Anopheles gambiae* var. *melas* in coastal districts of Sierra Leone. *Bull. ent. Res.*, **36**, 185-252.
- WHITE (G. B.), 1970. — The use of cytogenetical methods for identification of *A. gambiae* complex mosquitoes in the study of african malaria vectors. *Cong. int. Parasitol. Comm.*, Washington D.C.